第 37 卷第 24 期 生 态 学 报 Vol.37,No.24
2017 年 12 月 ACTA ECOLOGICA SINICA Dec.,2017

DOI: 10.5846/stxb201611302456
刘旻霞.甘南高寒草甸植物元素含量与土壤因子对坡向梯度的响应.生态学报,2017,37(24):8275-8284.
Liu M X.Response of plant element content and soil factors to the slope gradient of alpine meadows in Gannan. Acta Ecologica Sinica,2017,37(24):8275-8284.

甘南高寒草甸植物元素含量与土壤因子对坡向梯度的响应

刘旻霞*
西北师范大学地理与环境科学学院,兰州 730070

摘要:通过测定甘南高寒草甸不同坡向条件下 25 科 86 种植物叶片氮(N)、磷(P)、钾(K)含量、有机碳(C)含量、叶片含水量和相对叶绿素(SPAD)值,以及不同坡向的土壤含水量、有机碳、全氮、全磷含量等土壤指标,分析了不同坡向植物叶片元素含量与土壤环境因子之间的关系。研究结果表明,在南坡-北坡梯度上,随着土壤含水量的增加,植物叶片 P 含量、叶 K 含量和叶片含水量显著增加,而相对叶绿素显著降低。土壤养分含量与植物叶片 P、叶 K 含量和叶含水量显著正相关,与叶片相对叶绿素显著负相关。说明不同坡向条件下叶片养分含量受土壤因子的影响显著,土壤的水分及养分状况对植物叶片元素含量的贡献不同。土壤含水量是坡向梯度上影响植物叶片特征的最主要因子。坡向梯度上土壤含水量对植物叶片各种元素含量的影响和植物叶片含水量对不同土壤因子的响应模式支持了生长在南坡的植物能以提高水分和养分利用效率而适应南坡较为干旱和贫瘠的生境。

关键词:高寒草甸;叶片元素含量;叶片含水量;相对叶绿素;土壤因子

Response of plant element content and soil factors to the slope gradient of alpine meadows in Gannan

LIU Minxia*
Geographical and Environmental Department, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, *China*

Abstract: We measured nitrogen, phosphorus, potassium, organic and water content, and SPAD of plant leaves of 25 families and 86 species at different slopes of alpine meadows in Gannan, as well as the soil physicochemical properties, including nitrogen, phosphorus, and organic and water content, to determine variations in plant element content and soil factors at different slope aspects. The relationship between plant leaf nutrient content and soil environmental factors were also analyzed on different slopes. The results showed that soil factors were significantly different at every slope aspect. Specifically, soil phosphorus content decreased successively from northern to southern slopes. Soil nutrient and organic content of northern slopes were much higher than those of southern slopes, whereas they were the lowest on the western slopes. Surprisingly, soil water content of northern slopes was up to 38%, in contrast to soil water content of southern slopes, which were slightly lower. The constituents of plants had meaningful differences at different slope aspects because of the variation in soil factors. Moreover, leaf organic content exhibited little distinct change on different slopes. Leaf nutrient content and SPAD increased from northern to southern slopes, whereas leaf phosphorus, potassium, and leaf water content decreased. Soil factors had significant effects on foliar traits on south-north slope gradients. Increased soil water content enhanced leaf phosphorus, potassium, and water content in plant leaves, and significantly decreased SPAD. Soil nutrient

基金项目:国家自然科学基金项目(31360114)
收稿日期:2016-11-30; **网络出版日期**:2017-08-15
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xiaminl@163.com

content was significantly positively correlated with plant leaf phosphorus, potassium, and water contents, but negatively correlated with SPAD. The contribution of soil water content and nutrients to leaf element content were different. We concluded that soil water content was the primary factor affecting foliar characteristics and that leaf water content was particularly influenced by environmental factors at different slopes. Leaf water content in southern slope plants in response to soil conditions reinforces that improved water and nutrient use efficiency is an adaptive strategy to drought and barren habitats in the southern slope.

Key Words: alpine meadow; leaf element content; leaf water content; SPAD; soil factors

植物和环境的关系问题是全球生态学研究的一个重要内容之一[1-2]。植物的生长会受到地形环境因子的影响,还受到植物本身生理状况的制约,这些影响会通过植物叶片特征得以反映。叶片是陆地生态系统的基本结构和功能单位,碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K)作为植物生长发育所必需的营养元素,在植物体构成和生理代谢方面发挥着重要作用[3]。由于植物叶片的这些生物化学组分相对稳定,且各因子间相互关系在各种植物种群和群落中具有相似的格局,因此,叶片养分组成已成为尺度转换研究中由叶片水平扩展到整个群落乃至区域或全球生物地理群区的关键指标[4-5]。加强植物叶片性状格局的研究,可为现有的区域生物地球化学循环模型与植被地理模型的耦合提供科学依据,将有助于从机理上解释区域植被对全球变化的适应与响应机制[6-7]。许多研究表明在全球尺度上或较大的区域尺度上,植物叶片 N 和 P 含量及 N/P 随气候因子的变化存在显著的规律性变化[8-10]。然而目前就微地形尺度上叶片性状的研究仍很缺乏。

青藏高原具有特殊的地理单元和独特的气候特征,一直以来被认为是气候变化的敏感区域。全球变化日趋加剧势必会对青藏高原高寒草甸生态系统的植物物种、种群、群落产生重要影响;相反植物物种、种群、群落和生态系统结构与功能的动态变化能够敏感地反映全球气候的变化。高寒草甸植被具备典型的高山性气候,温度低、空气稀少、辐射强烈,长期的自然选择使这个地区的植物产生了独特的机制用来适应环境的胁迫[11]。最近几年,一些相关的高寒草甸植物 N、P 养分变化特征的研究相继展开,并取得了一些研究成果[12-13]。然而在微地形尺度上全面考虑植物叶片 C、N、P、K 等元素在内的研究还未见报道。因此本文试图通过对不同坡向条件下植物叶片 C、N、P、K、相对含水量及相对叶绿素 SPAD (Soil and Plant Analyzer Development)含量及其环境因子的分析,探究不同坡向环境条件和逆境条件对高寒草甸植物生理生态特性的影响,以期为综合研究中国陆地生态系统中重要生命元素的生物地球化学循环与全球变化的关系,补充中国区域植被动态模型数据,最终丰富全球尺度的植被—气候关系数据库。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

实验地位于甘肃省甘南藏族自治州当周沟附近,地理坐标为 34°56′N,102°54′E,海拔 3005 m。年均气温 2.2℃,年均降水量 559.5 mm。最冷的 12 月至次年 2 月平均气温-8.8℃,最热的 6—8 月平均气温为 11.6℃,≥0℃的年积温为 1732℃左右。植被属于亚高寒草甸。样地主要植物有秦艽(*Gentiana macrophylla*),三刺草(*Aristida triseta*),蒲公英(*Taraxacum mongolicum*),矮嵩草(*Kobresia humilis*),狼毒(*Stellera chamaejasme*),紫花苜蓿 (*Medicago sativa*),棘豆 (*Oxytropis ocbrocephala*),鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*),垂穗披碱草 (*Elymus nutans*),珠芽蓼(*Polygonum vivipurum*),金露梅(*Potentilla fruticosa*)等。土壤为亚高山草甸土。

1.2 实验设计

于 2015 年 7 月中旬到 8 月上旬,在当周沟附近选择一座南北坡分异明显的山地,用罗盘仪测定坡向,在山体中部布设了 5 个间距在 20—30 m 的研究样地,分别标记 N(北坡)、NW(西北坡)、W(西坡)、SW(西南坡)及 S(南坡)。在每个样地的上、中、下分别设置一个相隔 1 m 左右的 50 cm×50 cm 的样方,然后测定植物群落物种的组成及其特征值,在 8 月上旬收获地上生物量。同时,用直径 5 cm 规格的土钻在每个样方内采用

梅花 5 点法分别钻取 5 钻土壤(0—20 cm)和(20—40 cm),混合装入铝盒,用来做后续的水分和养分测定。其样地布设见图 1。

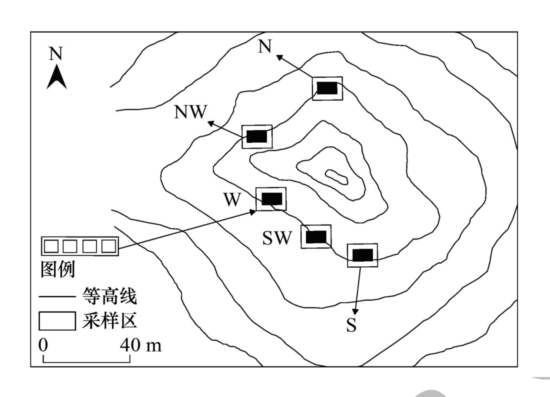


图 1　研究区样地布置图

Fig.1　Sample plot of the study area

N:北坡,North slope; NW: 西北坡,North west slope; W: 西坡,West slope; SW:西南坡,West south slope; S:南坡,South slope

1.3　植物和土壤样品分析

植物全氮(N)测定用微量凯氏法;植物全磷(P)测定用(H_2SO_4—H_2O_2消煮)钼锑抗比色法;植物全钾(K)测定采用(H_2SO_4—H_2O_2消煮)火焰光度计法;植物有机碳测定采用重铬酸钾硫酸氧化外加热;植物含水量测定采用烘干称重法。用便携式叶绿素仪(SPAD—502, Minolta Camera Co, Osaka, Japan)测定植物叶片 SPAD 值,所测物种及重复数与测定光合特征值时的一致。SPAD—502 是在比较 650 nm 和 940 nm 波长的光线投射率的基础上测定的[14],因此所测叶绿素含量是一个相对值。

土壤有机碳采用重铬酸钾容量法;土壤全氮用 H_2SO_4—K_2SO_4:$CuSO_4$:Se 催化法消煮。并用 SmartChem 200 化学分析仪器(WestCo Scientific Instruments, Brookfield, CT, USA)进行测试。土壤全磷采用钼锑抗法显色法测定。土壤有机碳,经过重铬酸钾溶液消煮后,采用硫酸亚铁滴定法测定。土壤含水量采用烘干法测定,其计算公式为: $SWC=(mass_f-mass_d)/mass_f$。

1.4　数据处理

数据统计分析采用 Excel2007 软件,用 SPSS18.0 软件进行单因素方差分析(one-way ANOVA)和采用 Pearson 法进行相关性分析($a=0.05$),作图用 SigmPlot10.0 软件。

2　结果与分析

2.1　土壤养分、水分在不同坡向的变化

图 2 显示:0—20 cm 的土层中,土壤全磷含量(TP)的变化是自北坡、西北坡、西坡、西南坡及南坡依次减小,北坡与西北坡、西坡及西南坡、南坡之间有显著差异($P<0.05$)。土壤全氮(TN)和有机碳含量(SOC)总体表现为北坡>南坡,西坡相对较低,TN 北坡、西北坡、西南坡、南坡与西坡之间有显著差异($P<0.05$)。SOC 是北坡、西北坡和西坡、西南坡、南坡之间均有显著差异($P<0.05$)。土壤含水量(SWC)在阴坡高达 38%,而阳坡为 17%,北坡与西北坡、西坡、西南坡及南坡之间有显著差异($P<0.05$)。20—40 cm 土层的 TP 及 SOC 的变化趋势与 0—20 cm 一致,但总体都低于 0—20 cm 土壤,表现出表层土壤养分富集的现象。20—40 cm TN 的变化与 0—20 cm 不一致,趋势为北坡>西北坡>南坡>西坡>西南坡,但其值在不同坡向低于表层土壤。SWC 在 20—40 cm 的变化趋势与 0—20 cm 一致,但其值在不同坡向均高于 0—20 cm。

2.2　不同坡向物种组成结构变化

从表 1 可以看出,不同坡向植物群落结构及物种组成发生了很大变化:北坡、西北坡则主要以金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛为主,并伴生一些杂类草,优势种有珠芽蓼(*Polygonum vivipurum*)等;西坡有苜蓿(*Medicago sativa*)、米口袋(*Gueldenstaedtia verna*)、黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)等豆科类物种;而南坡、西南坡的物种分布较少,主要物种有莎草科的矮嵩草(*Kobresia humilis*)、禾本科的三刺草(*Aristida triseta*)及龙胆科的秦艽(*Gentiana macrophylla*)等;除此之外,物种丰富度、多样性指数、盖度及生物量自北坡到南坡呈递减趋势。

2.3　坡向梯度植物叶片元素含量及相对叶绿素的变化

由图 3 可知,群落水平植物叶片有机碳含量在坡向梯度上没有显著差异;叶氮含量及相对叶绿素含量在

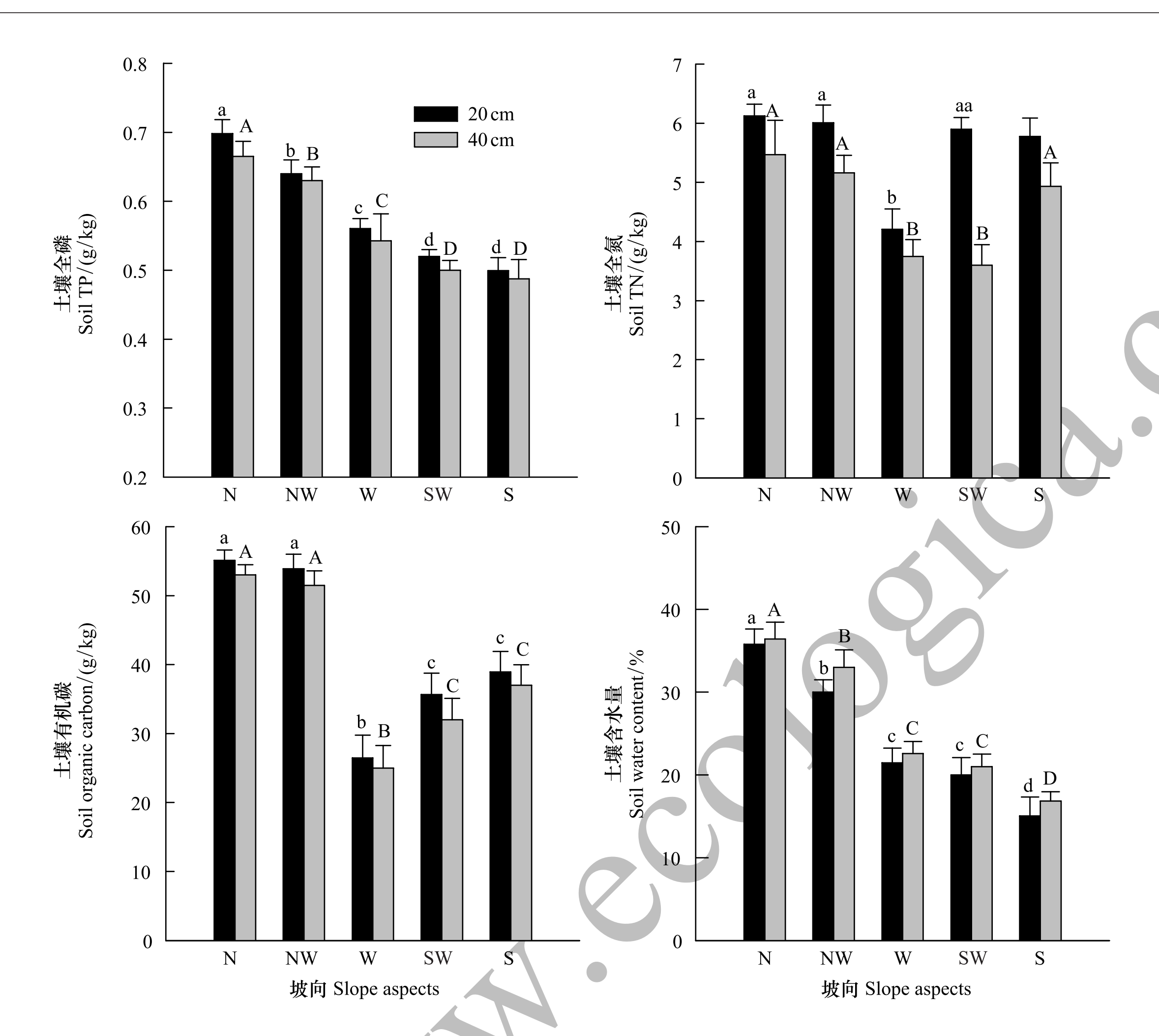


图 2 不同坡向土壤水分及养分变化

Fig.2 Changes between soil moisture and nutrients in different slopes

表 1 不同坡向植被变化特征(平均值±标准误)

Table 1 Variation characteristics of vegetation in different slope aspect (Mean±SE)

坡向 Slope aspect	优势种及重要值 Dominant species and important value	生物量 Biomass/(g/m^2)	盖 度 Coverage/%	丰富度 Richness	多样性指数 Shannon
北坡 North Slope	金露梅 *Potentilla fruticosa*(0.425) 珠芽蓼 *Polygonum vivipurum*(0.299) 鹅观草 *Roegneria kamoji*(0.109) 绵毛凤毛菊 *Saussurea longifolia*(0.105)	230.46±23.01	95.52±1.8	34.11±2.03	5.011±0.08
西北坡 Northwest Slope	金露梅 *Potentilla fruticosa*(0.408) 珠芽蓼 *Polygonum vivipurum*(0.276) 乳浆大戟 *Euphorbia esula*(0.089) 唐松草 *Thalictrum alpinum*(0.087)	180.84±17.13	89.33±1.75	30.21±1.75	4.18±0.15
西坡 West Slope	苜蓿 *Medicago sativa*(0.198) 米口袋 *Gueldenstaedtia verna*(0.207) 狼毒 *Stellera chamaejasme*(0.089) 黄花棘豆 *Oxytropis ochrocephala*(0.216)	117.08±11.26	81.12±2.1	24.54±1.67	3.95±0.31
西南坡 Southwest Slope	狼毒 *Stellera chamaejasme*(0.263) 蒲公英 *Taraxacum lugubre*(0.098) 矮嵩草 *Kobresia humilis*(0.211) 三刺草 *Aristida triseta*(0.095)	111.25±9.42	69.05±2.2	20.65±1.24	3.81±0.19

续表

坡向 Slope aspect	优势种及重要值 Dominant species and important value	生物量 Biomass/(g/m^2)	盖 度 Coverage/%	丰富度 Richness	多样性指数 Shannon
南坡 South Slope	矮嵩草 *Kobresia humilis*(0.295)	97.08±7.36	61.57±1.65	16.22±1.25	3.32±0.23
	三刺草 *Aristida triseta*(0.321)				
	米口袋 *Gueldenstaedtia verna*(0.089)				
	秦艽 *Gentiana macrophylla*(0.285)				

表中加粗字体的为各坡向优势种

北坡-南坡梯度上呈增加趋势,叶片氮在北坡南坡之间有显著差异(P<0.05),其他坡向间没有显著差异;而SPAD值在不同坡向间均有显著差异(P<0.05)。植物叶片磷含量、叶钾含量及叶片相对含水量在北坡—南坡梯度上呈递减趋势,叶片磷及叶片钾含量在北坡、西北坡与西坡、西南坡、南坡之间有显著差异(P<0.05),其他坡向差异不显著。但植物叶片相对含水量阴坡最高为(9.87%),阳坡最低为(2.42%),且各坡向间均有显著差异(P<0.05)。

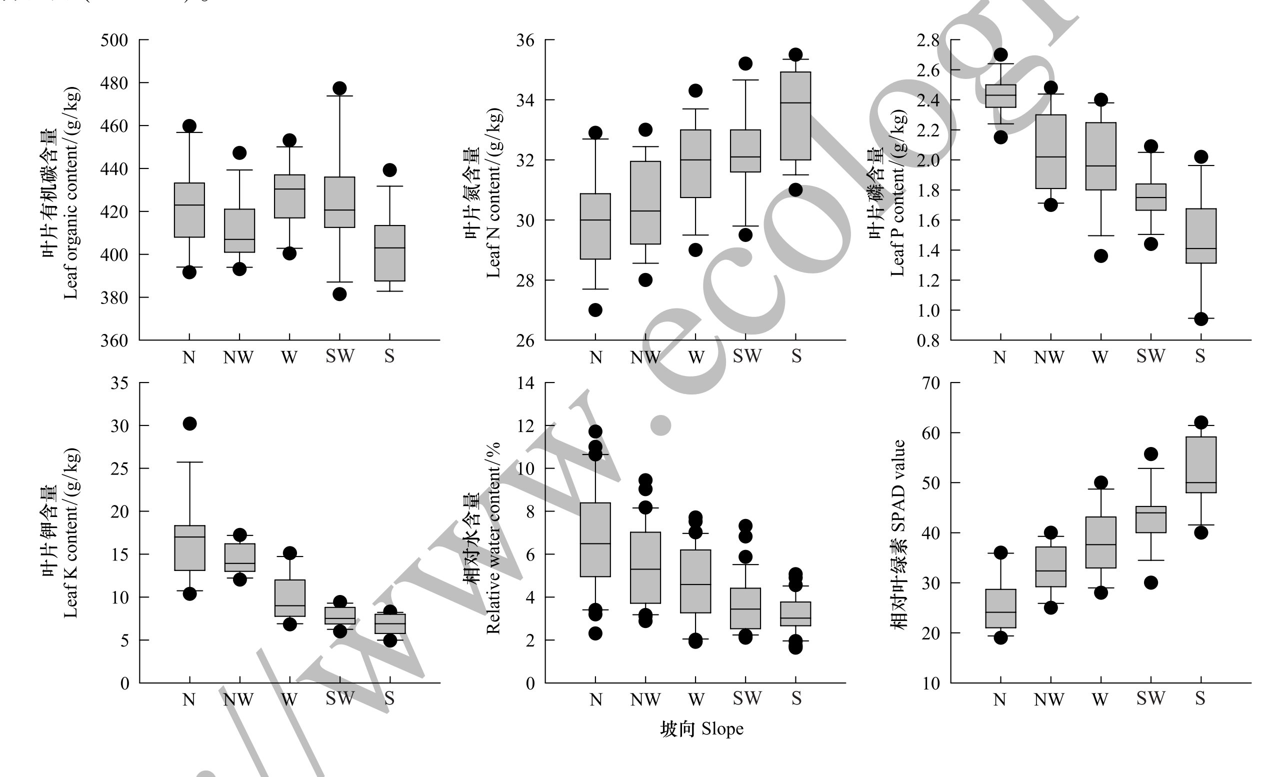


图3　不同坡向植物叶片养分、水分及叶绿素的变化

Fig.3　Changes of nutrient, water and chlorophyll content in leaves of different slopes

2.4　土壤因子与植物叶片C、N、P的相关关系

由图4可以看出,0—20 cm土壤含水量与植物叶片C、N、P的关系。可以看出,土壤含水量与土壤全磷含量对植物叶片C、N及P含量的影响比较一致,叶片N含量与土壤含水量负相关(P=0.03)。叶片P含量与土壤含水量显著正相关(P=0.001)。说明植物叶片P含量土壤含水量的关系密切。而叶片有机碳含量与土壤含水量无相关关系。土壤有机碳含量仅对植物叶片P含量影响显著,与叶片C、N含量无显著相关关系。随着土壤有机碳含量的增加,坡向梯度上植物叶片P含量有显著上升的趋势(P=0.03)。土壤全氮含量与植物叶片C、N、P含量之间并无显著相关关系。说明土壤中N含量的变化与植物叶片N、P含量的吸收并没有直接关系。植物叶片N含量与其生境中土壤全磷含量无显著的相关关系。随着土壤全磷含量的增加,植物叶片P含量有显著上升的趋势(P=0.001),而叶片C含量则随着土壤全P含量的增加没有显著变化。

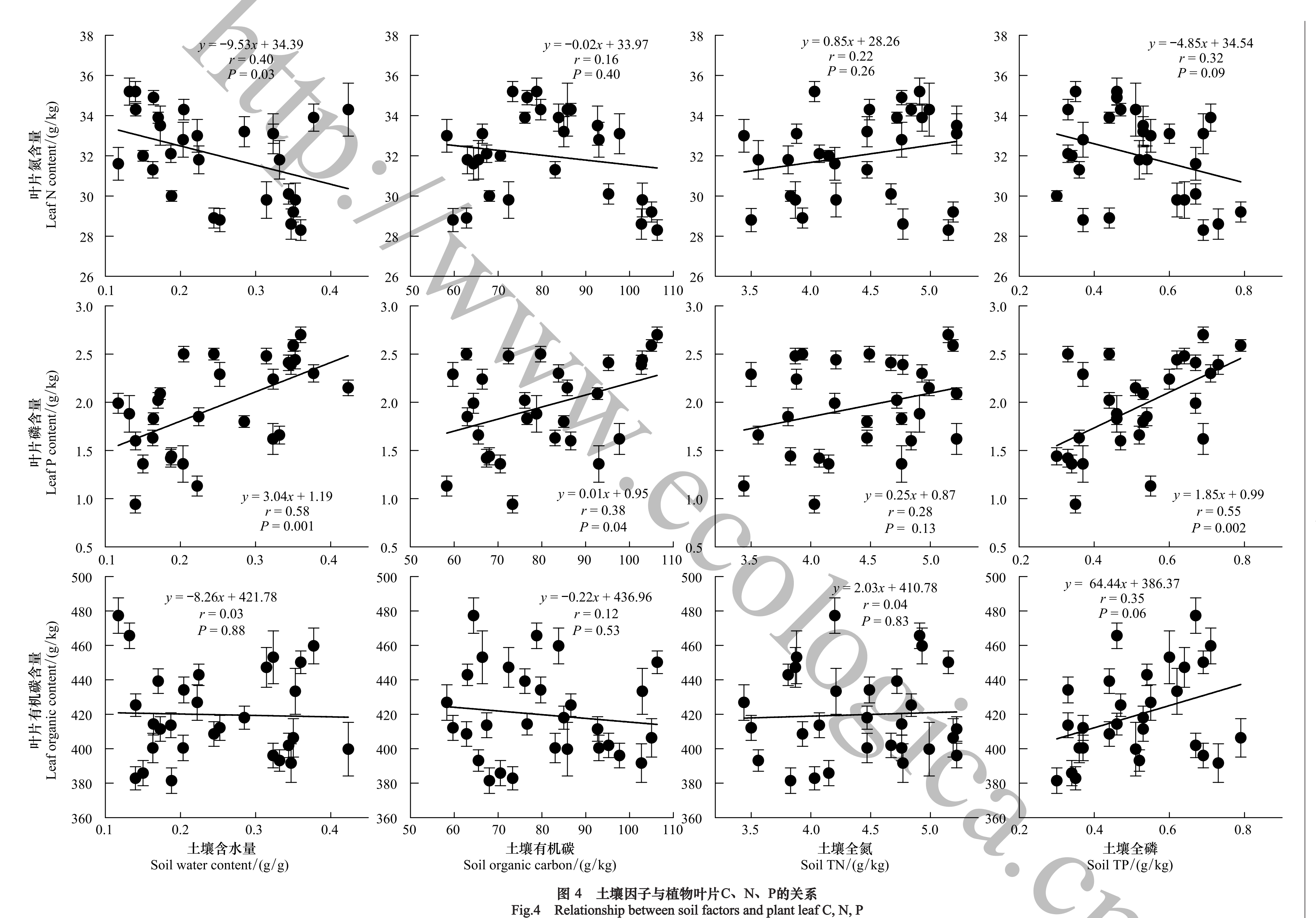


图 4 土壤因子与植物叶片C、N、P的关系

Fig.4 Relationship between soil factors and plant leaf C, N, P

2.5 土壤因子对植物叶 K、含水量及 SPAD 值的影响

图 5 可以看出,土壤含水量对植物叶片 K 含量影响显著,随着土壤含水量的增加,植物叶片 K 含量有显著增加的趋势($P<0.0001$)。植物叶片含水量与土壤含水量也同样显著正相关($P< 0.001$)。一般而言,土壤水分越充足,植物叶片含水量也就越高。说明高寒草甸土壤水分状况的改善有利于植物叶片保持较高的水分水平。土壤含水量与植物相对叶绿素含量显著负相关($P< 0.0001$),说明植物叶片叶绿素含量受土壤含水量变化的影响较大。高寒草甸土壤全氮与植物叶片 K、叶相对含水量及 SPAD 没有显著相关性。说明土壤中氮含量的变化与植物叶片 K、相对含水量及 SPAD 值并没有直接关系。随着土壤全磷含量的增加,植物叶片 K 含量和相对含水量有显著上升的趋势($P=0.03$, $P=0.0001$),而相对叶绿素含量则随着土壤全磷含量的增加显著减少($P< 0.0001$)。土壤有机碳含量与土壤含水量及土壤全磷含量的影响基本一致。其与叶相对含水量及叶 K 含量显著正相关($P<0.0001$, $P=0.01$),而与相对叶绿素显著负相关($P=0.001$)。

3 讨论

地形是一些生态过程形成的基本因素。地形对群落中植物分布的影响主要集中在坡度和坡向两个方面,而后者影响着其他非生物资源的分配(如光辐射度、温湿度和土壤养分的再分配)。地形的改变影响了土壤水分,从宏观上说,特殊的地形可以形成一个独特的小气候并间接影响了土壤水分和养分的多少和分布。本研究结果表明,北坡相比南坡具有较高的土壤水分资源及养分资源(图 2),因此在这个梯度上,物种的组成结构也发生了很大变化(表 1),南坡主要以禾本科等抗性强的物种为主,而北坡良好的水分及养分条件允许灌木金露梅生存并伴有其他非豆科杂草的群落。De Bello 等曾经在温带草地上做过研究,他们的结果表明:在干旱到湿润的生境梯度上,物种的丰富度和多样性指数不断增加,也即最湿润的地方其物种多样性和丰富度均是最高的[15]。这与本研究结果一致,这是因为物种多样性和丰富度一般被认为是由资源供给所决定的[16]。

元素组成了生物界,生态系统的能量研究主要强调生物有机体的重要组成元素,特别是碳(C)、氮(N)、磷(P)、钾(K),它们具有特殊的意义。生物有机体的主要组成成分之一是碳水化合物,N 是植物体内蛋白质的重要成分,也是核酸和蛋白酶及叶绿素等的组成成分,许多研究发现 C_3植物的光合作用与植物组成的绝对和相对 N 含量关系密切[17-19]。P 是延续生命及繁殖生长的主要元素,也是植物体内许多重要有机化合物的组成成分。它能影响植物的渗透调节能力来增强植物组织的抗旱能力,也能通过提高植物体内的磷脂及可溶性糖的含量提供作物的抗寒性。K 能够促进植物光合作用和光合产物的运输、提高 CO_2的同化率和酶活性,对调节植物细胞的水势、气孔运动和抗逆性等具有重要作用[20-22]。因此植物必须吸收足够的 N、P、K 来维持自身的生长和发育。

除植物本身养分吸收外,植物体内的 N、P、K 等元素主要由其根系从土壤中吸收,因此生境中的土壤水分、土壤养分和土壤特征状况对植物吸收营养元素有很大的影响[20]。在高寒草甸地区的坡向梯度上,土壤含水量是影响植物生长发育的主要限制因子[23],土壤水分决定着土壤、物种、植被以及群落的发生、发展和演化,是高寒草甸地区坡向梯度上系统稳定、结构和功能正常发挥的关键因子,对整个生态系统的水热平衡起决定作用。植物营养元素等特征与植物特定的种类有关外,与生境土壤水分条件密切相关。

土壤含水量与植物的生长密切相关。有研究发现红砂叶片 N、K 含量和叶片含水量与不同土层土壤含水量显著正相关,叶片 P 含量则随土壤含水量的增加而降低[24]。这与我们的研究结果略有不同。本研究表明:土壤含水量与植物叶片 P 含量、K 含量及叶片含水量显著正相关,与叶片 N 含量及 SPAD 值呈显著负相关,而与叶有机碳物相关性(图 4,图 5)。因此可以看出土壤水分状况对植物的营养元素有很大影响,植物叶片含水量随着土壤含水量的增加而增加。这与前人对红砂的研究结果一致[24]。说明植物叶片含水量与土壤含水量的变化同步。但土壤含水量的变化对红砂和高寒草甸植物叶片P、K含量的影响呈相反趋势,说明不同植

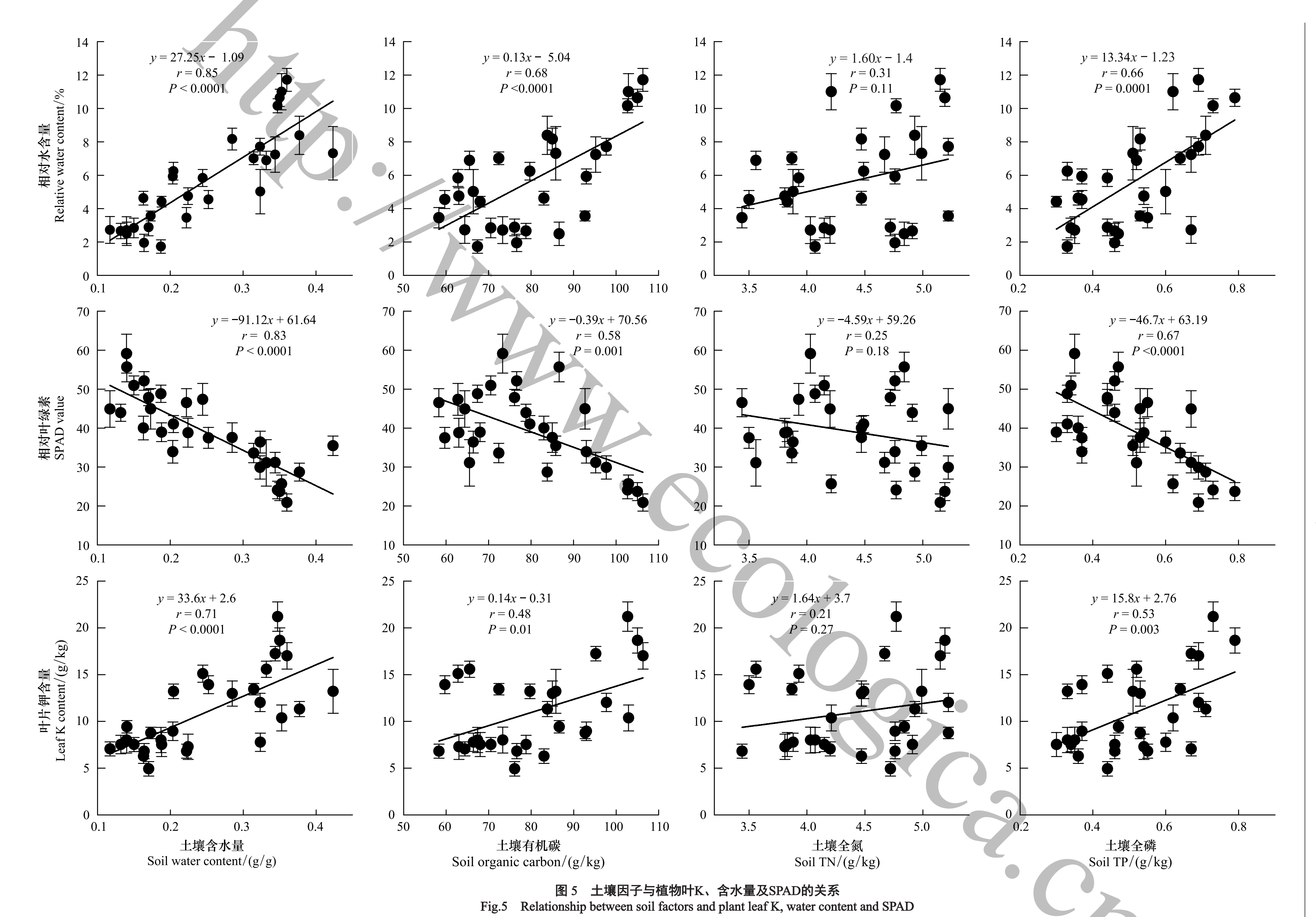


图 5 土壤因子与植物叶K、含水量及SPAD的关系

Fig.5 Relationship between soil factors and plant leaf K, water content and SPAD

物种类生境中的土壤含水量对植物生长的贡献不同,可能与各自不同的遗传学特征和生理生态学特征密切相关。

植物养分的主要来源是土壤,土壤养分包括全氮、全磷及有机碳是影响植物吸收营养元素的主要因素。土壤有机碳作为土壤肥力的重要指标,能反映土壤肥力状况,会影响土壤的物理、化学和生物学特性。而土壤N、P、K又是植物生长所必需的大量元素,植物根系从土壤溶液中吸收养分的多少会受土壤养分条件的影响,不同生境中植物叶片养分状况等特征可以反映其生长环境的营养状况[20]。本研究结果发现,高寒草甸坡向梯度上土壤全磷含量与植物叶片P含量、K含量以及叶片含水量均显著正相关,与SPAD值显著负相关,而与植物叶片C、N没有相关性。土壤有机碳与叶P含量、叶K含量及叶相对含水量显著正相关,与SPAD值显著负相关,而与叶N含量无显著相关性。土壤全氮含量与叶片养分、水分含量均无相关性(图4,图5)。说明不同植物其叶片C、N、P、K含量和叶片含水量受环境土壤理化性状影响不同,可能是遗传因素和环境因素如土壤特性、胁迫条件以及其他因素共同作用的结果。

总体而言,高寒草甸坡向梯度上植物叶片元素含量受土壤状况的影响显著。土壤水分含量增大能够促进植物叶片P含量、叶K含量和叶片含水量的增加,而使相对植物叶片SPAD值减少。这与陈世伟等人研究演替梯度上的SPAD值变化一致[25-27],即演替早期的植物具有阳生性特点,而演替后期植物具有阴生性特征,从演替前期到后期,同种植物的SPAD值逐渐降低。而土壤养分含量主要只影响植物叶片P、K含量、叶片含水量以及相对叶绿素的变化。从相关系数判断,土壤水分含量是坡向梯度上影响植物N、P、K含量和叶片含水量及相对叶绿素的最关键因子。环境中土壤含水量对植物营养元素含量的影响和植物叶片含水量对不同坡向的这种响应模式支持了南坡物种可以提高水分及养分利用效率而适应较为干旱和贫瘠的生境。

参考文献(References):

[1] Reich P B, Knops J, Tilman D, Craine J, Ellsworth D, Tjoelker M, Lee T, Wedin D, Naeem S, Bahauddin D, Hendrey G, Jose S, Wrage K, Goth J, Bengston W. Plant diversity enhances ecosystem responses to elevated CO_2 and nitrogen deposition. Nature, 2001, 410(6830): 809-810.

[2] Cavender-Bares J, Kitajima K, Bazzaz F A. Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 Floridian oak species. Ecological Monographs, 2004, 74(4): 635-662.

[3] Marschner H. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. 3rd ed. New York: Academic Press, 2011.

[4] Reich P B, Oleksyn J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2004, 101(30): 11001-11006.

[5] Reich P B. Global biogeography of plant chemistry: filling in the blanks. New Phytologist, 2005, 168(2): 263-266.

[6] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.

[7] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Garnier E, Hikosaka K, Lamont B B, Lee W, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Villar R, Warton D I, Westoby M. Assessing the generality of global leaf trait relationships. New Phytologist, 2005, 166(2): 485-496.

[8] Han W X, Fang JY, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. New Phytologist, 2005, 168(2): 377-385.

[9] Yu Q, Chen Q S, Elser J J, He N P, Wu H H, Zhang G M, Wu J G, Bai Y F, Han X G. Linking stoichiometric homoeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. Ecology Letters, 2010, 13(11): 1390-1399.

[10] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Ian Woodward F, Wang Z H. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. Ecology Letters, 2011, 14(8): 788-796.

[11] Körner C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. 2nd ed. Berlin Heidelberg: Springer, 2003.

[12] 刘旻霞, 王刚. 高山草甸坡向梯度上植物群落与土壤中的N, P化学计量学特征. 兰州大学学报: 自然科学版, 2012, 48(3): 70-75.

[13] Zhang R Y, Gou X, Bai Y, Zhao J, Chen L Y, Song X Y, Wang G. Biomass fraction of graminoids and forbs in N-limited alpine grassland: N:P stoichiometry. Polish Journal of Ecology, 2011, 59(1): 105-114.

[14] Manetas Y, Grammatikopoulos G, Kyparissis A. The use of the portable, non-destructive, SPAD-502 (Minolta) chlorophyll meter with leaves of

varying trichome density and anthocyanin content. Journal of Plant Physiology, 1998, 153(3/4): 513-516.
[15] De Bello F, Lepš J, Sebastià M T. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. Ecography, 2006, 29(6): 801-810.
[16] Grace J B. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 1999, 2(1): 1-28.
[17] Reich P B, Walters M B, Kloeppel B D, Ellsworth D S. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. Oecologia, 1995, 104(1): 24-30.
[18] Tognetti R, Peñuelas J. Nitrogen and carbon concentrations, and stable isotope ratios in Mediterranean shrubs growing in the proximity of a CO_2 spring. Biologia Plantarum, 2003, 46(3): 411-418.
[19] Shi Z M, Cheng R M, Liu S R. Response of leaf $\delta^{13}C$ to altitudinal gradients and its mechanism. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(12): 2901-2906.
[20] Beijing Agricultural University. Agricultural Chemistry (Pandect). Beijing: Agricultural Press, 1987.
[21] Sivamani E, Bahieldin A, Wraith J M, Al-Niemi T, Dyer W E, Ho TH D, Qu R D. Improved biomass productivity and water use efficiency under water deficit conditions in transgenic wheat constitutively expressing the barley *HVA1* gene. Plant Science, 2000, 155(1): 1-9.
[22] Wang S M, Wan C G, Wang Y R, Chen H, Zhou Z Y, Fu H, Sosebee R E. The characteristics of Na^+, K^+ and free proline distribution in several drought-resistant plants of the Alxa Desert, China. Journal of Arid Environments, 2004, 56(3): 525-539.
[23] 刘旻霞, 王刚. 高寒草甸植物群落多样性及土壤因子对坡向的响应. 生态学杂志, 2013, 32(2): 259-265.
[24] 马剑英, 陈发虎, 夏敦胜, 孙惠玲, 王刚. 荒漠植物红砂(*Reaumuria soongorica*)叶片元素和水分含量与土壤因子的关系. 生态学报, 2008, 28(3): 983-992.
[25] 陈世伟, 刘旻霞, 贾芸, 安琪, 安嫣菲. 甘南亚高山草甸围封地群落演替及植物光合生理特征. 植物生态学报, 2015, 39(4): 343-351.
[26] 王彬, 于澎涛, 王顺利, 王彦辉, 张雷, 刘贤德, 金铭, 张学龙. 祁连山北坡青海云杉林下苔藓层对土壤水分空间差异的影响. 生态学报, 2017, 37(8), doi: 10.5846/stxb201511112282.
[27] 段呈, 吴玲, 王绍明, 贺凌云. 近30年古尔班通古特沙漠短命植物的时空格局. 生态学报, 2017, 37(8): 2642-2652.